Aus dem II. Anatomischen Institut
der Freien Universität Berlin
Direktor: Professor Dr. med. Willy Schwarz

# DAS ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE BILD DES TUBULUSEPITHELS DER AGLOMERULÄREN NIERE DES SEEPFERDCHENS

INAUGURAL-DISSERTATION
zur
Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an der
Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

1970

vorgelegt von
Dietlind Becker
aus Marktlangendorf

Aus dem II. Anatomischen Institut der Freien Universität Berlin

Direktor: Professor Dr. med. Willy S C H W A R Z

# Das elektronenmikroskopische Bild des Tubulusepithels der aglomerulären Niere des Seepferdchens.

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde

an der

Medizinischen Fakultät der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Dietlind Becker aus Marktlangendorf

Dekan: Professor Dr. med. Herbert LAX

Referent: Professor Dr. med. Willy Schwarz

Korreferent: Professor Dr. med. Ernst von Herrath

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät
der Freien Universität Berlin.

Promoviert am: 23. Juni 1970

# I Einleitung

Die Ausscheidung von Abfallprodukten des Stoffwechsels konnte sich bei den Provertebraten einfach gestalten, da für diese noch nicht das Problem der Regulierung des Wasserhaushaltes bestand. Die Körperflüssigkeit fast aller Provertebraten entspricht ungefähr dem umgebenden Medium (J.A. Collin Nicol, 1967, J.D. Robertson 1959, A.B. Maccallum, 1926), so daß der Verlust von Wasser und osmotisch wirksamen Substanzen, der durch die Ausscheidung gelöster Stoffwechselprodukte entsteht, durch Aufnahme aus der umgebenden Flüssigkeit gedeckt werden kann. Zur Ausscheidung genügten daher einfache Gänge, die mit der Coelomhöhle in Verbindung stehen und entweder einzeln oder in einem gemeinsamen Gang nach außen münden.
An der Öffnung zur Coelomhöhle sind sie bewimpert und können dadurch aktiv die Flüssigkeit mit den darin befindlichen ausscheidungspflichtigen Stoffen nach außen befördern. Erst bei den Vertebraten findet sich ein konstanter osmotischer Druck der Körperflüssigkeit, unabhängig von der Umgebung, so daß sich z.B. die Osmolarität des Blutes der Meeresteleostier kaum von der der Süßwasserteleostier unterscheidet. Geht man davon aus, daß sich die Vertebraten in kontinentalen Gewässern entwickelten und für diese Entwicklung offenbar eine bestimmte innere Osmolarität benötigen, die über der des Frischwassers liegt, konnte ihnen dieses einfache Ausscheidungssystem nicht mehr genügen. Würden sie den Flüssigkeitsverlust über die Nephridien durch Schlucken der umgebenden Flüssigkeit auszugleichen versuchen,

so würden ihre Körpersäfte verdünnt werden. Sie entwickelten daher einen Mechanismus, der es erlaubt, große Mengen Flüssigkeit auszuscheiden, die dem Plasma gegenüber hypoton ist, um der ständigen Verdünnung durch Frischwasser zu entgehen. Dazu dient die Bildung eines Knäuels aus arteriellen Schlingen, das der Öffnung der Ausscheidungsgänge zur Coelomhöhle gegenüberliegt. Große Mengen Plasmawassers können auf diese Weise in die Gänge filtriert werden, deren Epithel sich differenziert, um Elektrolyte und auch Glucose und Aminosäuren zu reabsorbieren, sodaß ein hypotoner Urin ins Freie gelangt. Die Entstehung des Glomerulum ist also als Anpassung osmotisch konstanter Vertebraten an das umgebende hypotone Frischwasser zu verstehen. Nach der Wanderung einiger Vertebraten in das salzhaltige Meer ergab sich das umgekehrte Problem. Jetzt drohte statt der Verdünnung der Körperflüssigkeiten deren Eindickung. Der Filtrationsapparat, der im Frischwasser entwickelt wurde, förderte diese durch den Verlust großer Mengen Flüssigkeit. Die glomeruläre Filtration wurde daher eingeschränkt, so daß die Urinmenge der Meeresfische nur noch 1 % der der Frischwasserfische beträgt. (Edwards und Condorelli, 1928). Der Urin bleibt dem Plasma gegenüber hypoton bis isoton, nie hyperton (Marshall, 1930). Die Fähigkeit, hypertonen Urin zu bilden und dadurch Wasser einzusparen, ist mit der Entwicklung des Gegenstromsystems verbunden und deshalb nur bei den Säugetieren und in geringen Maße auch bei den Vögeln vorhanden. Homer W. Smith berichtete 1930 in einer zusammenfassenden Arbeit über den Salzhaushalt der marinen Teleostier, daß die Fische, um Wasser zu erhalten, große Mengen Meerwasser schlucken.

Etwa 3/4 der geschluckten Menge wird zusammen mit den einwertigen Jonen im Darm resorbiert, der Rest wird mit den zweiwertigen Jonen rectal ausgeschieden. Die dadurch drohende Konzentrierung des Plasmas wird durch die Sekretion hypertoner Lösungen durch bestimmte Zellen in den Kiemen nicht nur ausgeglichen, es bleibt sozusagen noch freies Wasser übrig für die hypotone Urinbildung. Der Harn enthält einwertige Jonen nur in geringen Mengen oder Spuren. Konzentriert erscheint im Urin Magnesium in 5o-1oo - facher Plasmakonzentration. Das Magnesium stammt aus dem geschluckten Meerwasser, da ein geringer Teil doch über den Darm in den Organismus gelangt. Außerdem enthält der Harn konzentriert Sulfate, Kreatin, Kreatinin und Trimethylaminoxyd (Forster und Berglund, 1953, 1956).

19o2 entdeckte Huot, daß die Nieren einiger Marinen Teleostier keine Glomerula besitzen. In der Folgezeit wurden mehrere Arten aglomerulärer Fische gefunden. Dabei zeigte es sich, daß bei manchen doch vereinzelt Glomerula vorkommen, die aber keine Verbindung zu den Tubuli haben, sogenannte Pseudoglomeruli (Grafflin, 1926). Oder es zeigte sich eine altersabhängige Degeneration der Glomerula, so daß erst die erwachsenen Tiere als aglomerulär zu bezeichnen sind (Grafflin, 1933). Beim Lepadogaster bleibt das Pronephros glomerulär bestehen, das Mesonephros hingegen ist aglomerulär. (Edwards, 1928) Manche Arten sind vollkommen aglomerulär, wie z,B. Opsanus tau und die Sygnathiden. Diese Befunde sprechen dafür, daß entsprechend der Entwicklung des Glomerulum als Form der Anpassung an das Leben im Frischwasser, es unter umgekehrten Bedingungen,

dem Leben im hypotonen Meerwasser, sekundär wieder zurückgebildet werden kann.

Physiologische Untersuchungen zeigten keinen Unterschied in der Menge und Zusammensetzung des Urins glomerulärer und aglomerulärer Meeresteleostier (Marshall, 1930). Jedoch fanden Edwards und Condorelli einige Besonderheiten, die eine funktionelle Unterscheidung erlauben. Der aglomeruläre Urin ist glucosefrei, auch bei einem Plasmaspiegel von 500 mg% und nach Phlorizingabe. Farbstoffe wie Phenolrot, Neutralrot werden konzentriert ausgeschieden, nicht hingegen Ferrocyanid (Edwards und Condorelli, 1928). Die aglomeruläre Niere enthält entweder hauptsächlich oder ausschließlich venöses Blut. Eine druckpassive Filtration ist schwer vorstellbar, da der geringe hydrostatische Venendruck den kolloidosmotischen Druck nicht übertrifft. (Smith, 1951) Die Urinausscheidung der aglomerulären Fische muß entweder ein reiner Sekretionsprozeß sein, die Tubuluszellen würden in diesem Fall den Harn primär, in seiner endgültigen Zusammensetzung sezernieren, oder ein Sekretions-Reabsortionsprozeß. Wahrscheinlich liegt der letztere vor, denn die Fische produzieren einen hypotonen Urin. Dazu müssen Substanzen sekundär rückresorbiert werden, denn eine Sekretion von freiem Wasser ist bis jetzt noch in keinem Gewebe für möglich gehalten worden. Neuere Befunde (Malvon und Fritz, 1962) konnten auch zeigen, daß die aglomeruläre Niere Glucose ausscheidet und daß die Ausscheidung unter Phlorizin ansteigt. Da beweist, daß in der aglomerulären Niere auch Resorptionsprozesse stattfinden.

Die Bildung des Urins ist energieabhängig, darauf weist der

Verlust der Magnesium-Konzentrierungsfähigkeit unter Cynaniden und Fluoriden hin. (Brull und Cuypers, 1955)
Lichtmikroskopische Untersuchungen (Grafflin 1937) zeigten ein einheitliches Epithel, etwa dem proximalen Tubulus der Säugerniere vergleichbar, mit einem Bürstenbesatz und basaler Streifung. Eine segmentale Gliederung, die etwa den veschiedenen Funktionen der Sekretion und der Resorption entsprechen könnte, war nicht zu erkennen. Neuere Untersuchungen über die Ultrastruktur der aglomerulären Niere wurde von R.S. Bulger (1965) an Opsanus tau und von S. Olsen(65) an Lophius piscatorius und Nerophris ophidion durchgeführt. Auch hier ließ der Tubulus keine Unterteilung in Abschnitte erkennen. Wohl aber Zeigten sich beim Nerophis und beim Opsanus tau zwei verschiedene Zelltypen, von denen jeweils eine das Bild beherrschte, die andere ab und zu interponiert war. Während dieser zweite Zelltyp bei Opsanus tau relativ undifferenziert erscheint, zeigt er beim Nerophid einen komplizierten Aufbau,der eine abweichende Funktion vermuten läßt. (R.S. Bulger, 1965, S. Olsen, 1965, Olsen und Ericsson, 1968)

Die meisten Untersuchungen, sowohl physiologische als auch morphologische, wurden an Lophius piscatorius und Opsanus tau durchgeführt, wahrscheinlich aus technischen Gründen, da diese Tiere relativ groß sind. Es liegen aber auch physiologische Untersuchungen über einige andere Arten vor. Da die Befunde grundsätzlich übereinstimmen, ist man wohl berechtigt, Ergebnisse, die an den oben genannten Fischen gewonnen wurden,

auch auf die aglomeruläre Niere des Seepferdchens zu übertragen und Deutungen der morphologischen Bilder zugrunde zu legen. Bei den Untersuchungen der aglomerulären Nieren mit dem Elektronenmikroskop von Bulger (1965) und Olsen (1965) zeigte es sich, daß die Tubuluszellen der verschiedenen Arten sich nicht völlig gleichen. Manche Strukturen treten bei der einen Art deutlicher hervor, als bei der anderen und umgekehrt. Um sich ein genaues Bild von der Feinstruktur der aglomerulären Niere zu machen, ist es sinnvoll, auch die Nieren der bisher vernachlässigten Arten, wie zum Beispiel die völlig aglomerulären Sygnathiden, zu denen auch das Seepferdchen gehört, zu betrachten.

Interessant wäre auch ein Vergleich der Feinstruktur der aglomerulären Nieren mit der Niere der Säugetiere, da deren subzellulären Strukturen schon überzeugend mit den Theorien über die Funktionsweise in Einklang gebracht worden sind, sowie der Vergleich mit anderen sezernierenden und resorbierenden Epithelien.

## II Material und Methoden

Das käuflich erworbene Tiermaterial bestand aus zehn Exemplaren der Seepferdchenart Hippocampus guttae mit einer Größe von sieben bis neun Zentimetern. Die Tiere wurden zunächst in Seewasser gehalten, dann dekapitiert, schnell präpariert und die entnommenen Nierenstücke fixiert.
Die Fixationslösung bestand aus einer einprozentigen gepufferten OsO4-Lösung oder aus einer 1,2 % gepufferten Kaliumpermanganat-Lösung (o,1 m Phosphat- oder Michaelis-Puffer).
Nach einer Fixationsdauer von eineinhalb Stunden nach OsO4 und einer halben Stunde nach Kaliumpermanganat erfolgte die Entwässerung in der Acetonreihe und Einbettung in Micropal. Die Schnitte wurden mit LKB-Mikrotomen hergestellt und anschließend mit Uranylacetat und Bleicitrat nachkontrastiert und mit Siemens Elmiskop I und Ia untersucht. Die primäre Vergrößerung variierte von 1ooo bis 4o ooo (8o KV, Blende 2oo/5o mü.).
Zur lichtmikroskopischen Kontrolle und zur Orientation im Schnitt wurden vor der Anfertigung der Dünnschnitte sogenannt Semi-Dickschnitte (1 mü) hergestellt, und mit 5o %iger Giemsa-Lösung mit Boraxzusatz gefärbt.
Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen wurden dreieinhalbfach auf Positiv-Papier vergrößert

## III. Seepferdchenniere B e f u n d e

Im lichtmikroskopischen Bild sieht man Inseln dicht aneinander gelagerter Tubulusquerschnitte zwischen lockerem Zwischengewebe. Die Tubuli haben einen gewundenen Verlauf, da man in der gleichen Schnittebene sowohl Quer- als auch Längsschnitte desselben Tubulus sieht. Zwischen den Tubuli liegen zahlreiche Kapillaren. Eine Basalmembran umgibt kontinuierlich die Tubuli an den Stellen, an denen sie an die Kapillaren oder an das Interstitium grenzen. Das Tubuluslumen wird von etwa zwölf Epithelzellen gebildet, die in allen Schnittebenen morphologisch ähnlich sind.
Nach Inkubation zur Darstellung der sauren Phosphatase finden sich fein granulierte Rotfärbungen im Bereich des gesamten Cytoplasmas. Die alkalische Phosphatase stellt sich als Blaufärbung im Bereich des Bürstensaumes dar.

### Basis

Die basale Zellmembran verläuft meist geradlinig. In den lateralen Bezirken sind häufig plumpe Interdigitationen (Verzahnungen) mit der Nachbarzelle zu sehen, die zum Teil die Basalmembran mit sich ziehen. Die Interdigitationen reichen nicht weit ins Zellinnere hinein.
Besonders auffällig ist die Vielzahl glatter Membranen im basalen Cytoplasma. Ihre Dicke entspricht der der Zellmembran. Diese Membranen sind enggepackt und verlaufen parallel. Jeweils zwei sind an ihren Enden verbunden, so daß sie einen langen, schmalen Raum begrenzen. Serienschnitte konnten zeigen,

daß es sich hierbei um flache Zisternen handelt, die räumlich parallel ausgerichtet sind, so daß bei bestimmter Schnittrichtung z.B. nur die schmalen Querschnitte mit einem Durchmesser von 3o - 4o mü zu sehen sind. Diese Zisternen laufen zu mehreren parallel gebündelt, schräg oder senkrecht zur basalen Zelloberfläche, manchmal auch horizontal. Zwischen den einzelnen Bündeln befinden sich Mitochondrien. Manche Zisternen haben auch einen schleifenförmigen Verlauf und schließen dabei Mitochondrien ein. Einige dieser Membranen berühren die basale Zellmembran, andere gehen direkt an sie über, so daß sich die Zisterne in den Extrazellulärraum öffnet. Auf Serienschnitten läßt sich zeigen, daß diese Verbindung zur Zellmembran von tubulusartigen Kanälen der Zisternen hergestellt wird. Die Öffnungen sind immer nur auf jeweils einem Schnitt der Serie nachzuweisen. Daraus kann man auf den sagittalen Durchmesser der Tubuli schließen, der maximal die Schnittdicke betragen kann, etwa 3oo-4oo Å. Das basale Zisternensystem steht also an einigen Stellen mit dem Extrazellulärraum in Verbindung. Einige der Zisternenbündel laufen von der Basis zur lateralen Zellbegrenzung. Dort lassen sich ebenfalls ab und zu Öffnungen in den Interzellularraum nachweisen. Die eben beschriebenen Befunde wurden an OsO4-fixiertem Gewebe gewonnen. Nach Fixierung mit Kaliumpermanganat ließen sich die Übergänge der Zisternenmembranen in die Zellmembran viel häufiger nachweisen, so daß das Bild mehr dem einfacher Membraneinfaltungen ähnelt. Möglicherweise handelt es sich bei der OsO4-Fixierung um einen Artefakt, hervorgerufen durch eine veränderte Oberflächenspannung

der Membranen in diesem Bereich. Ein ähnliches Verhalten bemerkte Tormey (1964) bei seinen Untersuchungen über das Ciliarepithel. Das basale Zisternensystem bzw. die Einfaltungen sind etwa bis zur Höhe des unteren Zelldrittels zu verfolgen.

Zwischen den Zisternen sind vesikuläre Strukturen zu sehen. Oft sind diese Vesikel durch einen schmalen Steg verbunden. Die begrenzende Membran ist dünner als die Zell- und Zisternenmembran. Wahrscheinlich gehören diese Profile zum glatten endoplasmatischen Reticulum.

Lateraler Zellbereich

Die laterale Zellmembran verläuft einfach, d.h., sie ist nicht gebuchtet oder geschlängelt. Zwischen den benachbarten Zellen bestehen keine seitlichen Verzahnungen. Der Interzellularraum kann zu unterschiedlich großen Räumen erweitert sein. Im apikalen Bereich sind die Zellen durch gut ausgebildete Desmosomen und "intermediate junctions" verbunden. "Tight junctions", bei denen die äußeren Lagen der Zellmembranen zweier benachbarter Zellen für eine kurze Strecke miteinander verschmelzen, sind jedoch nur selten zu finden. Meistens ist der Interzellularspalt von der Basis bis zum Lumen durchgängig. Parallel zur lateralen Zellmembran verläuft häufig eine Zisterne im Abstand von 7o u. Diese leitet sich aus dem bereits beschriebenen basalen Zisternensystem ab und ist bis zu zwei Drittel der Zellhöhe zu verfolgen. Auf Serienschnitten ist zu sehen, daß sich auch diese Zisterne über einen Tubulus in den Interzellularspalt öffnet.

Apikale Differenzierungen

Apikal finden sich unregelmäßig geformte Microvilli, die zum Teil bulbös aufgetrieben sind. Die einzelnen Micorvilli sind oft verzweigt und verlaufen nicht geradlinig. Manche scheinen an ihren apikalen Enden miteinander zu verschmelzen, so daß sie einen vom Lumen abgeteilten Raum umschließen. Weiterhin bestehen häufig Interdigitationen zwischen den Microvilli, sowohl zwischen denen derselben Zelle, wie auch denen benachbarter Zellen. Die Mikrovilli sind mit homogenem granulären Material gefüllt. Vor allem die bulbös aufgetriebenen enthalten einige Vesikel, die teilweise dicht an der Zellmembran liegen. Mitunter sind auch umschriebene kleine Einstülpungen der Membran zu sehen, so daß sich das morphologische Bild der Pinocytose zeigt. Auf der luminalen Seite der microvillären Zellmembran ist an vielen Stellen ein sogenannter "surface coat" angedeutet. Darunter versteht man eine extrazelluläre, der Membran aufliegende amorphe, lockere Schicht, die meist aus Mucopolysacchariden besteht. Das Zytoplasma unterhalb der Microvilli ist dicht gefüllt mit Vesikeln verschiedener Gestalt und Größe und Microtubuli. Eine Öffnung der Vesikel oder Mikrotubuli in das Lumen, etwa zwischen den einzelnen Microvilli, ist nirgends zu erkennen.

Mitochondrien

Die Zelle ist mit einer großen Zahl von Mitochondrien ausgestattet. Sie sind rund bis oval und haben einen Durchmesser von etwa o,7 mü. Sie scheinen dem tubulären Typ anzugehören, das heißt, die innere Mitochondrienmembran bildet keine Lei-

sten (Cristae), sondern fingerförmige Ausstülpungen. Die Matrix enthält nur selten einige Granula. Die Mitochondrien befinden sich gehäuft zwischen den Zisternenpaketen und in der Zellmitte rings um den Kern. Das apikale Zytoplasma und die Mikrosvilli sind frei von Mitochondrien.

Zellkern

Der Zellkern liegt annähernd in der Mitte der Zelle, manchmal auch etwas mehr apikal. Die doppelte Kernmembran verläuft glatt, nicht eingekerbt, wird jedoch häufig von den dicht anliegenden Mitochondrien etwas eingebuchtet. Das Karyoplasma besteht aus feinfilamentären und granulären Elementen, die im Bereich des Randchromatins dichter gepackt sind. Der Nucleolus ist groß und besteht ebenfalls aus verdichteten filamentären und granulären Bezirken. Manche Zellen sind auch binucleär.

Golgi-Apparat

Der Golgi-Apparat besteht aus membranbegrenzten Hohlräumen, die in Form flacher Säckchen parallel angeordnet sind. An ihren Enden sind die Säckchen weit aufgetrieben. In der Umgebung sind einige Vesikel zu sehen. Die ganze Struktur liegt leicht U-förmig perinucleär.

Endoplasmatisches Reticulum

Glattes endoplasmatisches Reticulum ist in Form kleiner dünner Schläuche über das ganze Zytoplasma verteilt. Manchmal gehen diese Mikrotubuli in Vesikel über, so zum Beispiel an der Basis und im apikalen Zytoplasma. Vesikel sind im ganzen Zytoplasma zu finden, sie sind die einzigen Organellen im mittleren Zellbereich außer den Mitochondrien. Möglicherweise sind sie als eine besondere Vorm des endoplasmatischen Reticulums zu betrachten.
Profile des rauhen endoplasmatischen Reticulums mit dem Ribosomenbesatz sind ab und zu zu erkennen.

Zellkörper

In allen Zellen sind Einschlüsse, Cytosomen, zu finden. Sie sind von einer einfachen Membran umgeben und haben eine rundliche Gestalt. Rein morphologisch sind verschiedene Typen zu unterscheiden. Der erste Typ ist mit feingranulärem Material von geringer Elektronendichte homogen gefüllt. Der Durchmesser beträgt etwa o,7 mü. Der zweite Typ ist ähnlich, nur besitzt er zentral einen elektronendichten Kern. Serienschnitte zeigten, daß die beiden Typen identisch sind, und nur in verschiedenen Schnittebenen getroffen wurden. Ein dritter Typ ist von kleinerem Durchmesser, etwa o,3 - o,5 mü und mit homogener elektronendichter Masse als Inhalt. Viertens sieht man Körper unterschiedlicher Größe, mit Durchmessem, die zwischen o,5 und 1,2 mü variieren. Sie sind mit inhomogenem

Material verschiedener Dichte gefüllt. Weiterhin gibt es dichte Körper von o,8 mü Durchmesser, die kristalloide Strukturen enthalten. Manche zeigen einen besonders elektronendichten Kern, der bei hoher Vergrößerung aus zylinderförmig angeordneten Fibrillen zu bestehen scheint.
Multivesikuläre Körper sind nicht zu sehen.

## IV Seepferdchenniere Diskussion

Die Morphologie des Tubulusepithels der aglomerulären Niere weist eine Reihe grundsätzlicher Gemeinsamkeiten auf mit anderen Epithelien, die dem Wasser- und Stofftransport dienen. Es handelt sich um ein einschichtiges Epithel, dessen Zellen polar ausgerichtet sind. Die eine Seite, die Apex, ist zum freien Lumen hingerichtet, die andere Seite, die Basis, steht in enger räumlicher Beziehung zum Kapillarnetz. Das Tubulusepithel wird vom umgebenden Gewebe und den Blutgefäßen durch die sogenannte Basalmembran getrennt. Die genaue Struktur und Funktion dieser lamina basalis wurde besonders am Glomerulum der Säugerniere untersucht (v. Bruchhausen, Merker, 1965) (Gekte, Merker, 1966). Sie besteht aus einem fibrillären Netzwerk und hat die Wirkung eines Porenfilters, dessen Poren maximal Moleküle von einem Molekulargewicht von 8o ooo passieren lassen. Diese Basalmembran umgibt das Epithel kontinuierlich, so daß sie die gesamte Flüssigkeit, die aus der Blutbahn und dem Interstitium an die Epithelzelle gelangt, kontrolliert.

Typisch für Zellen die am Wassertransport teilnehmen, sind komplizierte basale Membransysteme (Pease, 1956), deren Räume mit dem Extrazellularraum kommunizieren. Diese Strukturen werden ganz allgemein als "basales Labyrinth" oder als "ß-Zytomembranen" bezeichnet. Bei vielen Epithelien erwecken diese Strukturen den Eindruck, Einfaltungen der basalen Zellmembran zu sein, so bei den proximalen und distalen Tubuluszellen der Säugerniere, den Rectaldrüsen der Knorpelfische (Bulger, 1963,

v. Lennep, 1968), den Salzdrüsen mariner Vögel (Doyle, 1960), dem Ciliarepithel (Pease, 1956) und den Tubuluszellen der Malpighischen Gefäße (Wessing, 1964) der Insekten. In neuerer Zeit konnte aber gezeigt werden, daß es sich bei dieser Art des basalen Labyrinths um Interdigitationen benachbarter Zellen handelt (Bulger, 1965; Komnick und Wohlfahrt-Bottermann, 1966 und Tormey, 1963).

Eine andere Form des basalen Labyrinths erscheint wie eine besondere Art des endoplasmatischen Reticulums mit enger Beziehung zur Zellmembran, so bei den NaCl-sezernierenden Zellen in den Kiemen der Fische (Kessel und Beams, 1962).

Da es sich bei den genannten Epithelien um solche handelt, die in großem Maße oder ausschließlich NaCl transportieren, wird angenommen, daß dieser Prozeß auch mit dem basalen Labyrinth zusammenhängt. An der apikalen Zelloberfläche finden sich Plasmaausstülpungen, die bei einigen Epithelien dicht und regelmäßig ausgebildet sind und als Bürstensaum imponieren. Andere Epithelien weisen nur wenige unregelmäßig geformte Microvilli auf. Diese Zelldifferenzierung soll der Oberflächenvergrößerung und der dadurch ermöglichten hohen Enzymbesetzung dienen und weist auf resorptive Prozesse in der Zelle hin (Fawcett, 1962). Alle Epithelien, die aktiv transportieren, sind mit einer Vielzahl von Mitochondrien ausgestattet, da in diesen die ATP-Produktion stattfindet. Die räumliche Anordnung der Mitochondrien ist ein Hinweis auf die Lokalisation energieverbrauchender Prozesse in der Zelle.

So findet man die Mitochondrien bei den Tubuluszellen der Säugerniere, den Rectaldrüsen der Elasmabronchier, den Salz-

drüsen der marinen Vögel vorwiegend in der basalen Hälfte, meist in dichter Assoziation an die Membranen des basalen Labyrinths.
Bei allen resorptiven Epithelien sind Einschlußkörper zu finden.

Die eben beschriebenen Strukturen sind auch in der Tubuluszelle der aglomerulären Niere des Seepferdchens zu finden. Es sollen jetzt die Besonderheiten erwähnt werden, die sie von anderen Epithelzellen unterscheidet. Das basale Labyrinth bietet nicht den Eindruck einfacher Membraneinfaltungen oder Interdigitationen mit benachbarten Zellen. Dieses System paralleI verlaufender flacher Zisternen ist eher dem endoplasmatischen Reticulum vergleichbar, mit fakultativen Öffnungen in den Extrazellularraum. Allerdings sind die Membranen ebenso dick wie die Zellmembran, während die Hohlräume des endoplasmatischen Reticulums von einer dünneren Membran umgeben sind. Auffällig ist auch der Verlauf der basalen Zisternen von der Basis zur lateralen Zellgrenze, wobei Öffnungen sowohl zum Raum zwischen basaler Zellmembran und lamina basalis, als auch in den Interzellularraum vorhanden sind. Eine ähnliche Struktur beschreibt van Lennep bei den principal cells des dendritischen Organs des marinen catfish, das der NaCl-Ausscheidung dient.
Während der Interzellularraum bei den meisten der verglichenen Epithelien nur ein schmaler Spalt ist und die Zellen seitlich miteinander verzahnt sind, ist der Interzellularraum der aglomerulären Niere weit und die lateralen Zellmembranen verlaufen glatt.

Auffällig ist auch, daß häufig keine zonulae occlidentes, "tight junctions", zu sehen sind, d.h., daß keine Abgrenzung vom Interzellularraum zum Lumen vorhanden ist. Aus morphologischer Sicht besteht also für die Flüssigkeit des Interstitiums nach der Passage der Basalmembran kein Hindernis, in das Lumen zu gelangen. Komnick beschreibt ein ähnliches Verhalten der Schlußleisten bei dem Salzdrüsenepithel der marinen Vögel. Seine histochemischen Untersuchungen zeigten, daß Natrium aktiv durch die Zelle transportiert wird, Chlor und Wasser passiv durch den Interzellularraum in das Lumen folgen (Komnick, 1963).

Entsprechend läßt die Morphologie des aglomerulären Tubulusepithels eine bestimmte Transportfunktion des Interzellularraumes als wahrscheinlich erscheinen. Diese Annahme wird durch die Öffnungen des basalen Membranensystems in den Interzellularraum gestützt.

Die apikale Oberfläche weist keine so ausgeprägte Vergrößerung auf wie die derjenigen Epithelien, die beträchtliche resorptive Leistungen vollbringen, wie zum Beispiel der proximale Tubulus der glomerulären Niere, der ja rein quantitativ schon 8o % des Glomerulumfiltrates resorptiv bewältigt, und zusätzlich spezifische Substanzen fast vollständig aus dem Harn zurückgewinnt. Schlecht und unregelmäßig entwickelte Microvilli wie bei der Seepferdchenniere finden bei hauptsächlich sezernierenden Epithelien, wie bei der Rectaldrüse der Elsmobranchier und dem Anfangsteil der Malpighischen Gefäße.

Über den Vorgang der Urinsekretion der aglomerulären Niere

herrscht noch Unklarheit. Die oben verglichenen Epithelien sind hauptsächlich oder ausschließlich für den NaCl-Transport zuständig. Die Malpighischen Gefäße sezernieren und resorbieren aktiv Kalium (Wessing, 1964). Ein Gewebe, das Magnesium konzentriert ausscheidet, ist uns nicht bekannt. Daher man ein Vergleich mit den oben genannten Epithelien nicht für sinnvoll gehalten werden. Hier muß aber erwähnt werden, daß die aglomeruläre Niere unter gewissen Bedingungen NaCl ausscheidet. Bei der Untersuchung gefangener Tiere zeigte sich eine Diurese, die die tägliche Urinmenge um das Zwanzigfache und mehr steigert. Während dieser "laboratory diuresis" steigt der Chlorgehalt des Urins auf Plasmakonzentration, der Natriumgehalt etwa bis zur Hälfte der Plasmakonzentration (Forster und Berglund, 1953, 1956). Diese "laboratory diuresis" wird durch Hautirritation hervorgerufen (Grafflin, 1931; Forster, 1953). Sie ist wahrscheinlich so zu erklären, daß Fische während Stressituationen besonders viel Meerwasser schlucken (Brull und Cuypers, 1955). Dadurch steigt der NaCl-Gehalt im Organismus an. Möglicherweise genügt die Ausscheidung über die Kiemen dann nicht mehr, so daß die Niere eine akzessorische Funktion übernimmt.

Diese Diurese läßt sich unter besonders vorsichtiger Haltung der Fische in den Aquarien und behutsamer Versuchsanordnung vermeiden, so daß die physiologische Urinproduktion gemessen und analysiert werden kann. Bei dieser Gelegenheit sollen noc einige physiologische Befunde nachgetragen werden. Dieser normale Harn enthält in hohen Konzentrationen Magnesium, Sulfat, Kreatin, Trimethylaminoxid und nicht identifizierte Säuren.

Nur in Spuren oder gar nicht vorhanden sind Ammoniak, Chlor, Natrium, Kalium und Phosphat. Während der laboratory diuresis steigen die Chlor- und Natriumkonzentrationen wie oben beschrieben, die Phosphatkonzentration erreicht den Plasmaspiegel, Kalium erscheint weiterhin nur in Spuren. Magnesium und Sulfat bleiben auch im diuretischen Urin 5o - 1oo-fach konzentriert, die Konzentrationen von Kreatin und Trimethylaminoxyd nehmen dagegen ab (Forster und Berglund, 1953). Perfusionsversuche mit Magnesiumlösungen (Brull und Cuypers, 1955) zeigten, daß die Magnesiumausscheidung im Urin mit steigendem Plasmaspiegel zunimmt, aber ab einem Spiegel von 5 mg% gleich bleibt. Der normale Plasmaspiegel beträgt etwa 2 mg%. Nach unten zu gibt es keine Schwelle, so daß die Niere bei Infusionen von magnesiumfreier Lösung den Organismus gänzlich von Magnesium befreien kann. Während frühere Untersuchungen ergaben, daß die aglomeruläre Niere keine Glucose auszuscheiden vermag (Marshall, 193o; Edwards und Condorelli, 1928), konnten Malvin und andere 1965 aber zeigen, daß Glucose doch in geringeren Mengen ausgeschieden wird. Die Ausscheidung steigt bei Erhöhung des Plasmaspiegels oder nach Gabe von Phlorizin an.

Bei der Untersuchung der aglomerulären Niere stellt sich für den Elektronenmikroskopiker die Aufgabe, die morphologischen Verhältnisse zu beschreiben und zu versuchen, sie unter Berücksichtigung der ihm bekannten physiologischen Daten zu deuten. Welchen Weg könnte der Stofftransport den morphologischen Gegebenheiten entsprechend nehmen ?

Die Weite des Interzellularraums und seine mangelnde Abdichtung dem Lumen gegenüber lassen vermuten, daß ein Teil des Stofftransportes des Weg über den Interzellularraum nimmt. Die lateralen Öffnungen der Zisternen ermöglichen eine qualitative Veränderung der Flüssigkeit während der Passage durch den Interzellularraum, entweder durch einen Transport von Substanzen aus dem Interzellularraum in die Zisternen oder umgekehrt. Die Assoziation der Mitochondrien spricht dafür, daß es sich dabei um einen aktiven Prozeß handelt. Die im allgemeinen gleichmäßige Weite der Zisternen macht einen Transport, der mit größerer Menge Flüssigkeit verbunden wäre, unwahrscheinlich.

Die Apex weist Merkmale auf, die für Zellen mit resorptiver Funktion typisch sind. Sie besitzt Microvilli, einen surface coat und Vesikel. Die Microvilli vergrößern die resorptive Oberfläche und schaffen gewissermaßen einen vom Lumen abgeteilten Raum, in dem Substanzen einer Resorption zugänglich gemacht werden können. Die letztere Funktion scheint in der Seepferdchenniere noch verstärkt zu sein durch das Verschmelzen der Spitzen und die Interdigitation innerhalb der Microvilli. Der surface coat oder Glycocalix ist an vielen verschiedenen Zellen nachgewiesen worden und hat offensichtlich vielfältige Funktionen (Ito, 1969). Durch Bindung von bestimmten Substanzen kann der Glycocalix das Milieu der unmittelbaren Umgebung der Zelloberfläche beeinflussen. Möglicherweise hat er auch eine Jonenaustauscherfunktion.(Bennet, 1963) Die Vesikel in den Mikrovilli können theoretisch sowohl Zeichen

der Resorption im Sinne der Pinocytose, als auch der Sekretion in Form der umgekehrten Pinocytose (Bennet, 1956) sein. Auch bei der Vielzahl der Vesikel im Zytoplasma unterhalb der Mikrovilli ist eine Zuordnung zur Sekretion oder Resorption vom rein morphologischen Aspekt nicht möglich. Auffällig ist, daß nirgends eine offene Verbindung zwischen den Vesikeln und Mikrotubuli des apikalen Zytoplasmas und dem Lumen am Fuße der Mikrovilli zu sehen ist. Solche Mündungen forderte Burgos, 1960 für resorptive Zellen. Auch in sezernierenden Zellen sind sie meist vorhanden zur Ausschleusung des Sekretes.

Eine weitere Möglichkeit liegt in dem Transport durch das von der Basis bis zur Apex reichende endoplasmatische Reticulum, das ja apikal auch in dichter räumlicher Beziehung zu den apikalen Vesikeln steht. Die verhältnismäßig geringe Ausdehnung des endoplasmatischen Reticulums macht es aber unwahrscheinlich, daß dort ein Hauptteil zumindest des Flüssigkeittransportes erfolgt, es kann aber durchaus als Leitbahn für einen Jonentransport fungieren; diese seltenere Funktion des ER wurde z.B. bei den Chloridzellen der Kiemen für wahrscheinlich gehalten (Kessel und Beams, 1962). Dazu kommt noch der Transport durch das Zytoplasma.

Ohne ausführlichere physiologische Untersuchungen und histochemische Befunde ist es mir nicht möglich, mehr als Hypothesen über die Funktionsweise der aglomerulären Niere aufzustellen.

In der glomerulären Niere wird das Wasser für die Harnberei-

tung durch Filtration im Glomerulum ohne niereneigenen Energieaufwand bereitgestellt. Die Tubuluszellen haben nur noch, wenn auch sehr weitgehende, modifizierende Funktionen. Das Tubulusepithel der aglomerulären Niere muß den ganzen Harn bilden, es ist also funktionsmäßig einer Drüse gleichzustellen. Sie entnehmen Flüssigkeit der Umgebung und geben sie auf der anderen Seite ins Lumen ab. Da der Endharn sich vom Plasma qualitativ stark unterscheidet, muß das Epithel bestimmte Substanzen spezifisch anreichern und andere zurückhalten können. Diese Prozesse geschehen teilweise schon im Zellinnern vor der Sekretion, teilweise durch Reabsorption aus dem Lumen. Zwar ist das aglomeruläre Nephron nicht wie die Nephren glomerulärer Nieren in verschiedene Abschnitte unterteilt, jedoch hat jede Zelle aus morphologischer Sicht die Möglichkeit, sowohl zu sezernieren wie zu resorbieren.
Für den Morphologen ist das Verhalten der Interzellularräume auffällig. Der Befund, daß häufig tight junctions fehlen, kann zu der Hypothese verleiten, daß durch Diffusion der umgebenden Flüssigkeit durch den Interzellularraum in das Lumen eine Art Primärharn bereitgestellt wird, den die Tubuluszellen dann sekundär bearbeiten. Allerdings unterschiede er sich wahrscheinlich vom Primärharn der glomerulären Niere, der ja ein einfaches Ultrafiltrat des Plasmas darstellt, da er schon im Interzellularraum verändert werden kann. Diese Hypothese wird dadurch unterstützt, daß in der Zelle selbst keine Sekretkanälchen zu sehen sind, die sich an der Apex in das Lumen öffnen und das morphologische Substrat des Weges sein könnten, den die Flüssigkeit zur Harnformation nimmt.

Sehr bemerkenswert ist die Fähigkeit der Tubuluszelle, einwertige Jonen zurückzuhalten. Damit hat sie die gleiche Funktion wie andere Vertebratentubuli, nämlich dem Organismus NaCl zu bewahren. Vielleicht ist diese Funktion noch ein Überbleibsel aus der Zeit der Entwicklung der glomerulären Niere, als die Tiere gezwungen waren, ihren Salzhaushalt gegen das verdünnende Frischwasser zu behaupten, denn unter marinen Bedingungen ist eine NaCl-Retention nicht mehr notwendig. Es ist noch nicht bekannt, wo die Barriere des freien Ausgleichs von NaCl zwischen Extrazellularraum und dem Lumen liegt. Da jedoch ein typisches morphologisches Merkmal elektrolyt-transportierender Gewebe ein ausgedehntes Labyrinth glatter Membranen und ein Reichtum an assoziierten Mitochondrien ist (Ellis und Abel, 1964), mag das Zisternensystem das morphologische Äquivalent der NaCl-Retention in der aglomerulären Niere sein. Möglicherweise erfolgt die Resorption schon aus dem Interzellularraum, so daß die in das Lumen gelangende Flüssigkeit schon die geringen Konzentrationen der einwertigen Jonen aufweist wie der Endharn. Dafür sprechen die lateralen Mündungen des Zisternensystems. Die hohe Chlorausscheidung bei der laboratory diuresis ist wahrscheinlich Ausdruck einer Hemmung dieses Resorptionssystems, die einen freien Ausgleich der Jonen ermöglicht, so daß der Chlorgehalt des Urins bis auf den Plasmaspiegel ansteigen kann.

Auch noch unbekannt ist der Ort der Magnesiumkonzentrierung. Die Herstellung und Aufrechterhaltung eines derartig hohen Konzentrationsgefälles von Lumen zum Plasma hin verlangt von der Zelle eine große aktive Pumpleistung. Entweder akkumuliert die Zelle Magnesium im Zytoplasma so hoch, daß die Magnesiumkonzentration im Lumen aus freier Diffusion entlang dem chemischen Gradienten entstehen kann, ein morphologisches Substrat wäre ohne histochemischen Nachweis von Magnesium unter diesen Umständen nicht zu sehen. Oder das Magnesium wird in Vesikel gepumpt, die an der Apex ausgeschleust werden. Für die letztere Möglichkeit spricht, daß sich zwischen den gehäuften Mitochondrien in der Zellmitte keine anderen Zellbestandteile finden als Vesikel, so daß dort vielleicht der Ort der Aktiven Magnesiumkonzentrierung liegt. Eventuell sind die Mitochondrien, die selbst die Fähigkeit zur Jonenakkumulation haben (Peachey, 1962), direkt daran beteiligt, doch spricht der geringe Gehalt an Matrixgranula dagegen. Sulfat, das auch hochkonzentriert ausgeschieden wird, kann als Anion dem Magnesium nachfolgen. Eine weitere aktive Leistung der Tubuluszelle besteht in der konzentrierten Ausscheidung von Kreatin und Trimethylamin. Falls tatsächlich eine Art Primärharn durch die Interzellularräume in das Lumen gelangt, muß die Zelle für den Organismus wichtige Bestandteile, die die Basalmembran passiert haben, reabsorbieren, wie Glucose, Aminosäuren und Proteine. Daß die Zelle aus morphologischer Sicht die Fähigkeit zur Resorption hat, wurde oben schon beschrieben. Malvins Befund, daß die Glukoseausscheidung im Urin unter Phlorizin ansteigt,

weist auf die Gleichartigkeit der Glucoseresorption mit der Säugerniere hin. Entsprechend gelang auch der Nachweis der alkalischen Phosphatase (Longley, 1955; Brown et al., eigene Befunde), deren hauptsächliche Bedeutung im Glucosetransport liegt, im Gebiet der Microvilli. Der Glycocalix mag durch Bindung der Aminosäuren an freie Gruppen deren Resorption dienen. Die membranbegrenzten Körper im Zellinnern ähneln denen im proximalen Tubulus und können wie diese das morphologische Substrat der Eiweißresorption sein.
Falls diese Hypothese zur Harnbereitung in der aglomerulären Niere zutreffen soll, muß man fordern, daß sich offene Interzellularräume nur im Anfangsteil der Tubuli befinden, später hingegen ein dichtes Schlußleistennetz die Flüssigkeit im Lumen am Ausgleich mit der extrazellulären Flüssigkeit hindert. Um diese Forderung zu verifizieren, müßten lokalisatorisch gezielte Untersuchungen angeschlossen werden.

## V Seepferdchenniere Zusammenfassung

Die aglomeruläre Niere des Seepferdchens Hippocampus wurde nach OsO4-Fixierung elektronenmikroskopisch untersucht. Die blind endigenden Tubuli besitzen ein einheitliches Epithel in allen Schnittebenen. Die Epithelzelle besitzt ein kompliziert aufgebautes basales Labyrinth aus glattwandigen Hohlräumen, die mit dem Extrazellularraum basal und dem Interzellularraum kommunizieren. Das basale Labyrinth und die große Zahl der Mitochondrien ist bezeichnend für Epithelien, die Elektrolyte konzentrieren. Das Zytoplasma enthält reichlich Vesikel, was Ausdruck der sekretorischen Funktion sein könnte. Der Golgi-Apparat scheint dabei unbeteiligt. Die Fähigkeit zur Resorption ist morphologisch an den apikalen Differenzierungen, dem microvillären Besatz und Glycocalix, und den Einschlußkörpern zu erkennen. Die Interzellularen sind weit und häufig zum Lumen hin nicht dicht abgeschlossen, so daß Flüssigkeit aus dem Interstitium durch den Interzellularraum in das Lumen fließen kann. Es wurde die Hypothese aufgestellt, daß auf diese Weise die Flüssigkeit zur Harnformation bereitgestellt wird. Während der Interzellularpassage werden die einwertigen Jonen aktiv retiniert, der Ort der Retention soll im basalen Labyrinth liegen. Magnesium wird aktiv in der Zelle ins Lumen abgegeben, wichtige Stoffe, wie Glucose und Aminosäuren, die durch den Interzellularraum in das Lumen gelangt sind, werden mit Hilfe des mikrovillären Enzymbesatzes reabsorbiert. Über die Art der Rest-N-Konzentration läßt das morphologische Bild keine Schlüsse zu.

Literaturverzeichnis


1. Bennet H.S.
The concepts of membrane flow and membrane vesiculation as mechanism for active transport and ion pumping
J. Biophys. Biochem. Cytol. 2 Suppl. 99-1o3 1956

2. Bennet, H.S.
Morphological aspects of extracellular polysaccharides
J. Histochem. Cytochem. 11 14-23 1963

3. Browne, M.J.; M.W. Pitts und R.F. Pitts
Alcaline phosphatase activity in kidneys of glomerular and aglomerular marine teleosts
Biol. Bull 99 152-156 195o

4. v. Bruchhausen,F. und H.J. Merker
Gewinnung und morphologische Charakterisierung einer Basalmembranfraktion aus der Nierenrinde der Ratte.
Naunyn-Schmiedebergs Arch. exp. Path. u. Pharm.
251 1-12 1965

5. Brull L. and Y. Cuypers
Blood perfusion of the kidney of Lophius Piscatorius
IV Magnesium excretion
J.Mar.Biol., Assoc. Unit Kingd. 34 637-642 1955

6. Brull, L. and Y. Cuypers
Blood perfusion of the kidney of Lophius piscatorius
III Action of CO2, Cyanide, Fluoride
J.Mar.Biol.Assoc.Unit.Kingd. 34 217-222 1955

7. Bulger, R.E.
Fine structure of the rectal (salt-secreting) gland of the spiny dogfish, Squalus acanthias
Anat. Rec. 147 95-127

8. Bulger,R.E.
The fine structure of the aglomerular nephron of the toadfish Opsanus Tau
Amer. J. Anat. 117/2 171-192 1965

9. Bulger, R. E.
The shape of rat kidney tubular cells
Amer. J. Anat. 116 237-255 1965

1o. Burgos, M.
The role of amorphous cellular coatings in active transport
Anat. Rec. 137 171 - 196o

11. Collin Nicol, J.A.
The Biology of marine animals
London 1967, 2nd ed. Sir Isaac Pitman & Sons LTD

12. Doyle, W.L.
Fine structure of the salt-regulating epithelia
Anat. Rec. 136 184- 196o

13. Edwards, J.G.
Studies on the glomerular and aglomerular kidney
1) anatomical
Amer. J. Anat. 42 75 - 1928

14. Edwards, J.G. und L. Condorelli
Studies on the aglomerular und glomerular kidney
2) physiological
Amer. J. Physiol. 86, 383 - 1928

15. Fawcett, D.W.
Physiologically significant spezialisations of the cell surface
Circulation 26 11o5-1124 1962

16. Forster, R.P.
A comparative study of renal functions in marine teleosts
J. Cell.comp.Physiol. 42 487-51o 1953

17. Forster, R.P. and F. Berglund
Total electrolyte distribution in blood and urine of the aglomerular teleost Lophius Piscatorius
Anat. Rec. 117 591 - 592 1953

18. Forster, R.P. and F. Berglund
Renal function in aglomerular teleosts
J. gen. Physiol. 39 349-359 1956

19. Gekle, D. und H.J. Merker
Neue Vorstellungen über Struktur und Funktion der glomerulären Basalmembran der Niere
Klinische Wochenschrift 44 1217-1224 1966

2o. Grafflin, A.L.
The pseudoglomeruli of the kidney of Lophius Piscatorius
Amer. J. Anat. 44 441- 1926

21. Grafflin, A.L.
Urine flow and diuresis in marine teleosts
Amer. J. Physiol. 97 6o2- 1931

22. Grafflin, A.L.
Glomerular degeneration in the kidney of the daddy sculpin (Myoxocephalus scorpius)
Anat. Rec. 57 59- 1933

23. Grafflin, A.L.
The structure of the nephron in fishes
Anat. Rec. 68 287-3o3 1937

24. Ito, S.
Structure and function of the glycocalix
Fed.Proc. 28 1969

25. Kessel,R.G. and H.W. Beams
Electronmecroscopic studies on the gill filaments of Fundulus heteroclitus from sea water and fresh water with special reference to the ultrastructure
J. Ultrastr. Res. 6 77-87 1962

26. Komnick, H. und U. Komnick
Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur funktionellen Morphologie des Jonentransportes in der Salzdrüse von Larus argentatus
V. Experimenteller Nachweis der Transportwege
Z.Zellforsch. 6o 163-2o3 1963

27. Komnik,H. und K.E. Wohlfahrt-Bottermann
Zur Cytologie der Rektaldrüsen von Knorpelfischen
1. Teil: Die Feinstruktur der Tubulusepithelzellen
Z.Zellf. 74 123-144 1966

28. van Lennep, E.W.
Electron microscopic histochemical studies on salt secreting glands in Elasmobranches and marine catfish
J. Ultrastr. Res. 25 94-1o8 1968

29. Longley, J.B.
Alcaline phosphatase in the kidney of aglomerular fish
Science 122 594 1955

3o. Maccallum, A.B.
The paleochemistry of the body fluids and tissues
Physiol. Rev. 6 316-357 1926

31. Malvin, R.L. and I.B. Fritz
Renal transport of urea and some carbohydrates in Lophius piscatorius
J. Cell comp. Physiol. 59 111-115 1962

32. Malvin, R.L., E.J. Caruni and H. Kutchai
Renal transport of glucose by the aglomerular fish Lophius americanus
J. Cell. comp. Physiol. 65 381 1965

33. Marshall,E.K.
A comparison of the function of the aglomerular and glomerular kidney
Amer. J. Physiol. 94 1-1o 193o

34. Marshall, E.K. Jr. and H.W. Smith
The glomerular development of the vertebrate kidney in relation to habitat.
Biol. Bull. 59 135 193o

35. Olsen, S.
Ultrastructure of the base of renal tubule cells of marine teleosts.
Nature 212 96 - 1966

36. Olsen, S. and J.L.E. Ericsson
Ultrastructure of the tubule of the aglomerular teleost Nerophis ophidion
Z.Zellf. 87 17-3o 1968

37.Peachey, L.D.
Accumulation of divalent ions in mitochondrialgranules of intact cells
Abstracts. Fifth Intern. Congress for Electron Microscopy
Academic Press N.Y. 1966

38. Pearse, A.G.E.
Histochemistry
J. & A. Churchill LTD, London 1968

39. Pease, D.C.
Infolded basal plasma membranes found in epithelia noted for their water transport
J. Biophys. Biochem. Cytol. 2 II Suppl. 2o3 1956

4o. Robertson, J.D.
Osmotic und Jonic Regulation in aquatic Invertebrates
In Invertebrate Physiology, Symp. Ed. Scheer
University of Oregen Publications Eugene, Oregon 1959

41. Smith, H.W.
The kidney-Structure and function in health and disease.
S. 35 Oxford Medical publication; Oxford University Press
N.Y. 1951

42. Tormey, J. McD.
Fine structure of the ciliary epithelium of the rabbit, with particular reference to "infolded membranes", "vesicles", and the effect of diamox
J.Cell.Biol. 17 641-659 1963

43. Tormey, J. McD.
Differences in membrane configuration between osmium tetroxide fixed and glutaealdehyde fixed ciliary epithelium
J.Cell Biol. 23 658-664 1964

44. Wessing, A.
Die Funktion der Malpighischen Gefäße
in "Sekretion und Exkretion" 2. Symp. Ges. Dtsch. Naturf. und Ärzte, Reinhardsbrunn 1964
Bln.-Heidelberg-New York Springer 1965

45. Krogh, A.
Osmotic regulation in aquatic animals
New York, Dover Publ. 1965

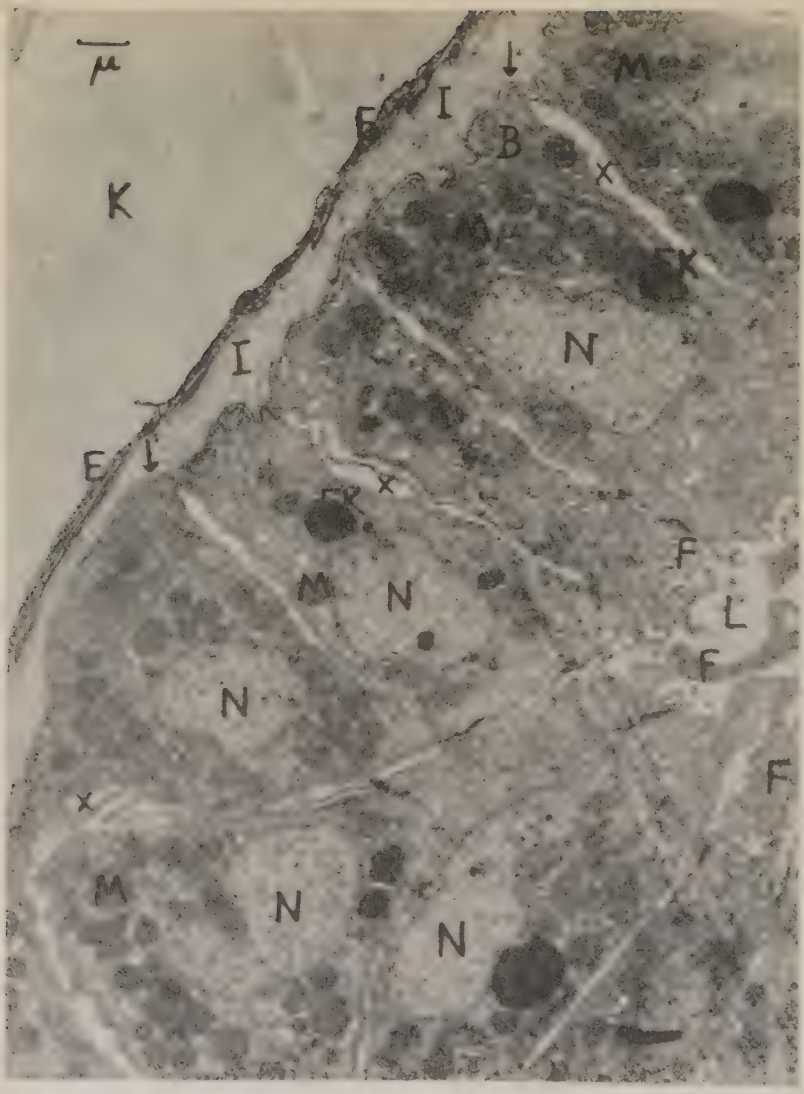


Abb. 1 Übersichtsbild von der Wand eines Tubulus mit Lumen (L), angrenzender Kapillare (K), Endothel (E) Interstitium (I).
Im Epithel Mitochondrien (M), Kerne (N), basales Zisternensystem (B), dunkle Einschlüsse (EK), Basalmembran ( ).
Zwischen den Zellen erweiterte Interzellularräume (x), Fortsatzbildung zum Lumen (F)
Vergrößerung 1 : 1o 5oo

Abb. Übersichtsbild vom Tubulusepithel mit Lumen (L), angrenzender Kapillare (K), Intersitium (I). Im Epithel Mitochondrien (M), Kerne (N), dunkle Einschlüsse (EK), Fortsatzbildung zum Lumen (F), Basalmembran ( → ), erweiterte Interzellularräume (x). Vergrößerung 1 : 14 000

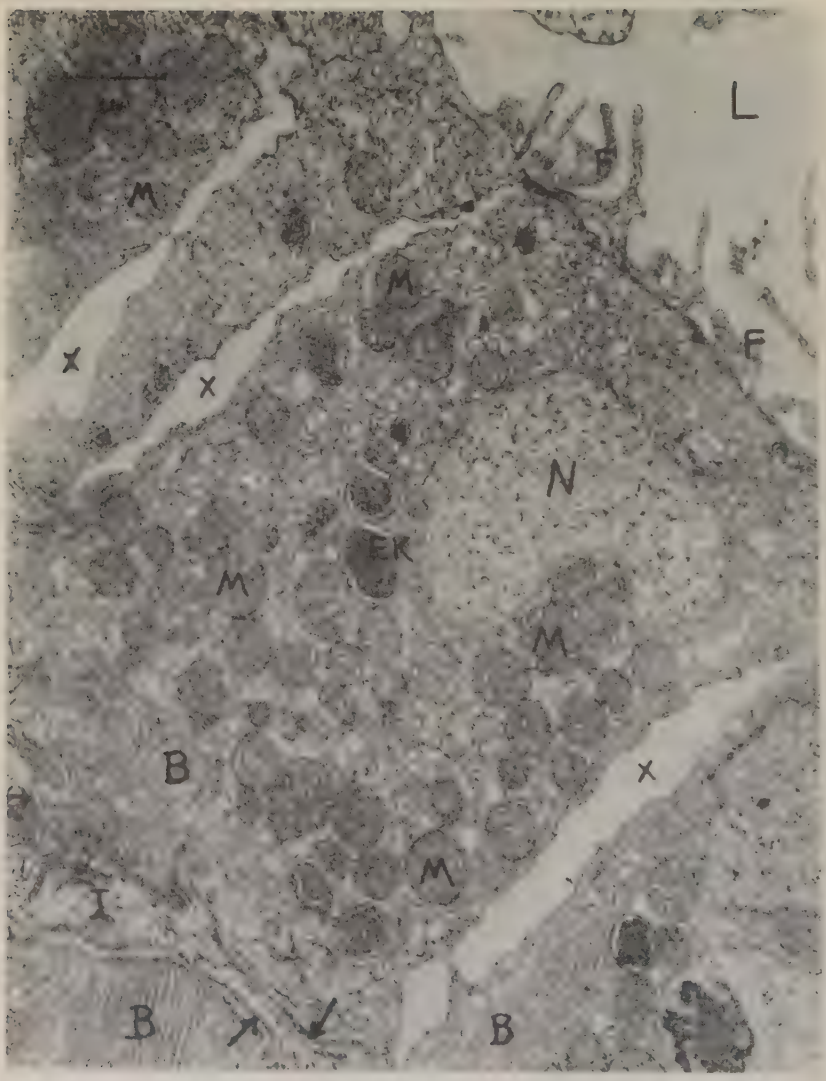


Abb. 3 Tubulusepithelzelle mit basalem Zisternensystem (B), Mitochondrien (M), Kern (N), dunklen Einschlüssen (EK). Fortsatzbildung (F) zum Lumen (L), angrenzendes Interstitium (I), Basalmembran (→), erweiterte Interzellularräume (x).
Vergrößerung 1 : 21 000

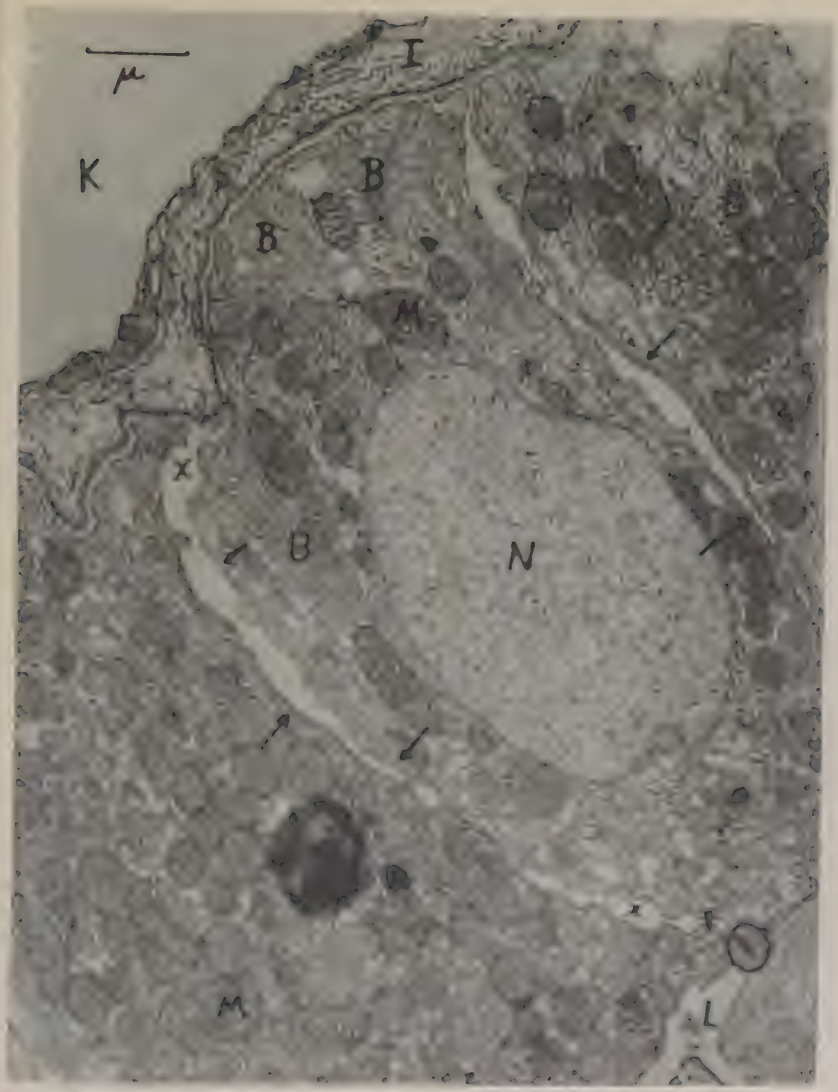


Abb. 4 Tubulusepithelzelle mit basalem Zisternensystem (B), Mitochondrien (M), Kern (N). Stark ausgeprägte laterale Zisternen (→), erweiterte Interzellularräume (x), tight junction (O). Angrenzend Interstitium (I) und Kapillare (K) mit Endothel (E).
Vergrößerung 1 : 21 000

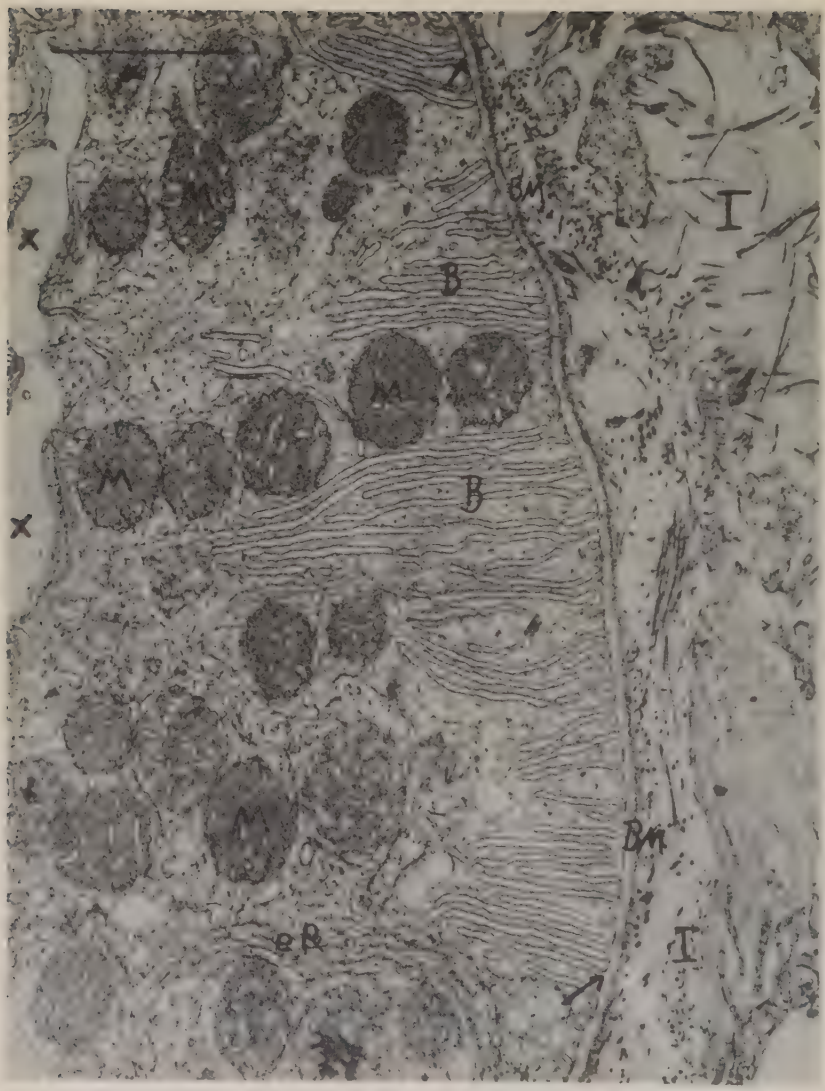


Abb. 5 Basaler Abschnitt einer Tubulusepithelzelle mit einem ausgeprägten basalen Zisternensystem (B), Mitochondrien (M), endoplasmatischem Retikulum (ER). → : Öffnung des basalen Labyrinths nach außen. Erweiterte Interzellularräume (x), Basalmembran (BM). Interstitieller Raum (I) mit Fibrillen und Filamenten. Vergrößerung 1 : 38 5oo

Abb. 6 Basaler Abschnitt einer Tubulusepithelzellen mit Öffnungen des basalen Zisternen-Systems nach außen ( → ) und lateralen Zisternen ( ↦ ). Mitochondrien (M), Basalmembran (BM), Interzellularraum (x), Interstitium (I).
Vergrößerung 1 : 56 000

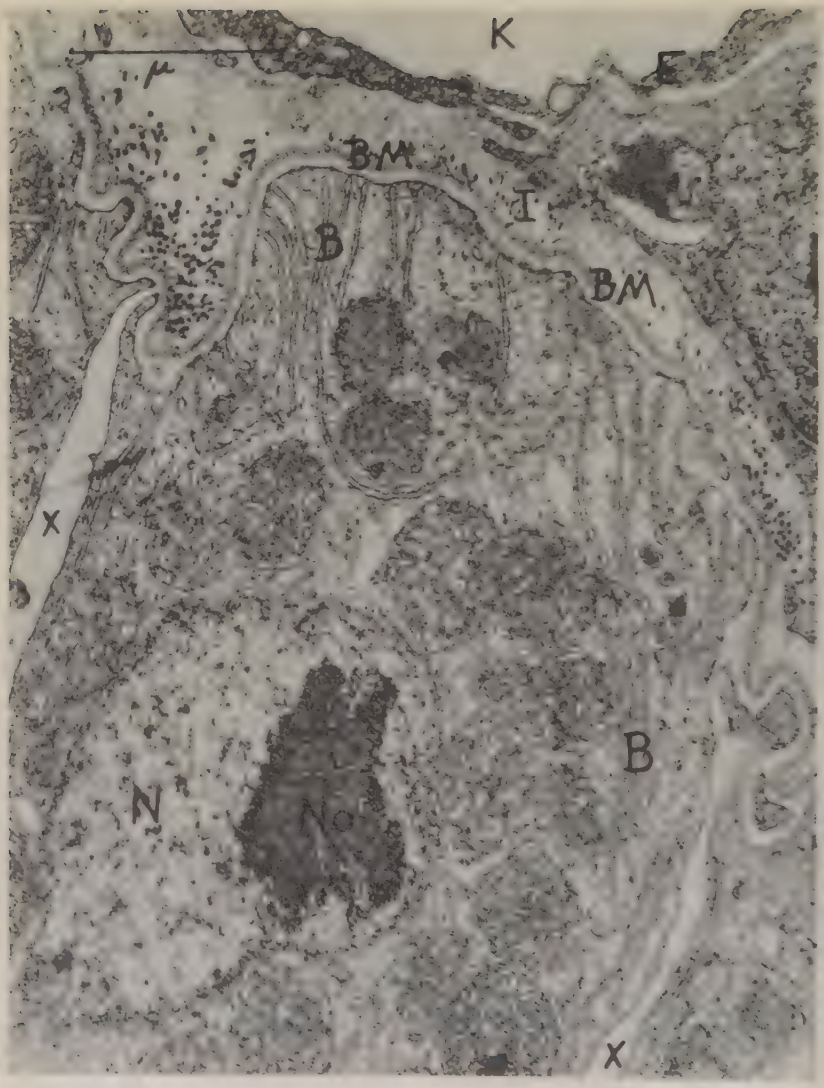


Abb. 7 Basaler Abschnitt einer Tubulusepithelzelle mit basalem Zisternensystem (B), Kern (N) mit Nucleolus (No). Basalmembran (BM). Angrenzend Interstitium (I), Kapillare (K) mit Endothel (E), erweiterte Interzellularräume (x).
Vergrößerung 1 : 45 5oo

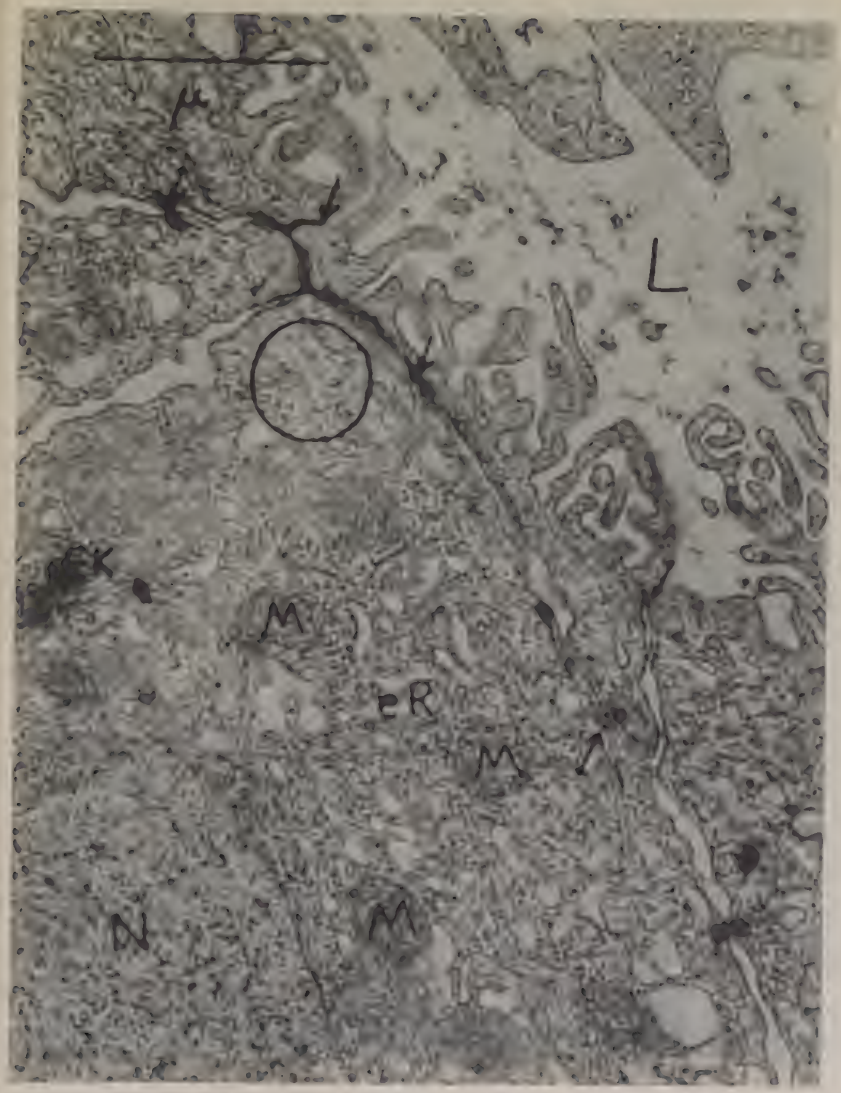


Abb. 8, Apikaler Bereich einer Tubulusepithelzelle mit zahlreichen verzweigten Fortsätzen zum Lumen (L), Vesikeln (O), endoplasmatischem Retikulum (eR), dunklen Einschlüssen (EK), Mitochondrien (M), Kern (N).
tight junctions ( ⟶ ), Desmosomen ( ⟷ ).
Vergrößerung 1 : 49 000

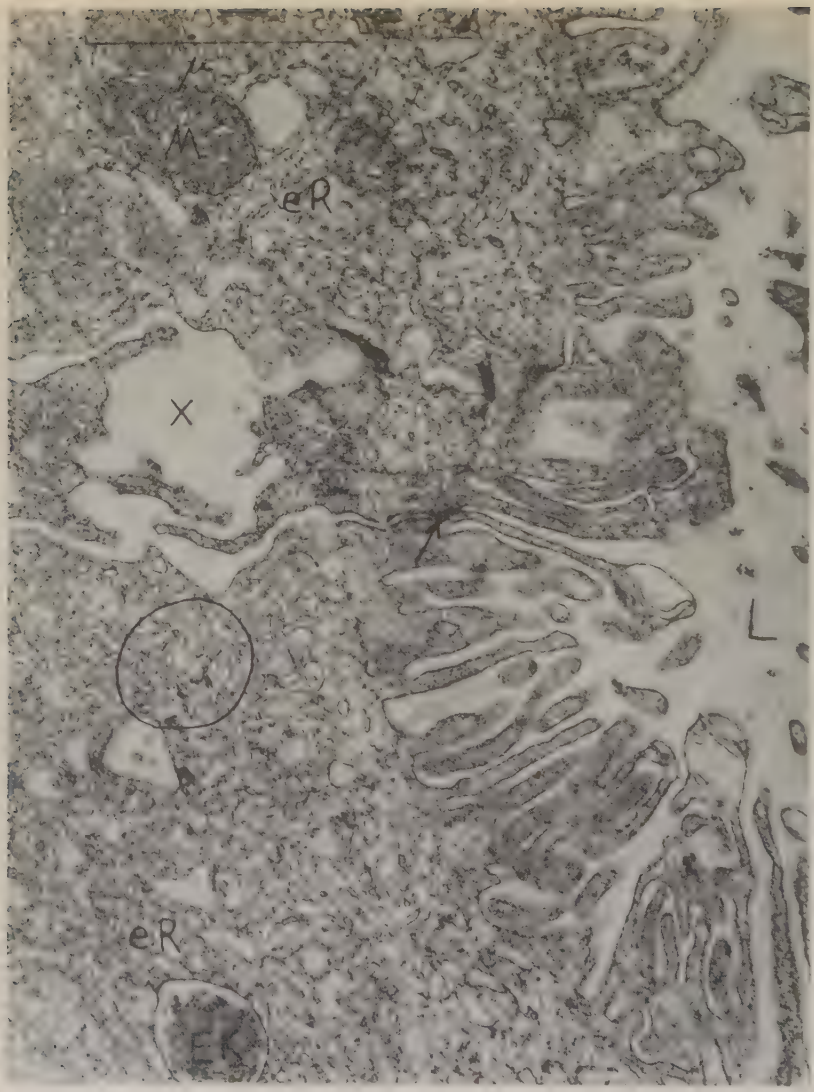


Abb. 9 Apikaler Bereich einer Tubulusepithelzelle mit zahlreichen Fortsätzen zum Lumen, Vesikeln (O), Mitochondrien (M), endoplasmatischem Retikulum (eR), dunklen Einschlüssen (EK), erweiterterter Interzellularraum (x), intermediate junction ( → ).

# L e b e n s l a u f

Am 19. September 1944 wurde ich als Tochter des Dipl.Ing. Karl Becker und seiner Ehefrau Lieselotte, geb. Bewersdorff in Marktlangendorf, CSSR geboren.

Ich besuchte in Berlin die Grund- und die Oberschule und legte im Frühjahr 1963 die Reifeprüfung ab.

Ab Sommersemester 1963 war ich an der Freien Universität Berlin in der Medizinischen Fakultät immatrikuliert. Im Oktober 1963 bestand ich das Physikum, am 1. 4. 69 das Staatsexamen.

Zur Zeit leiste ich die Pflichtzeit als Medizinalassistent ab.

Berlin, den 3. 3. 197o

Barbara Becker